Bulletin de la Société entomologique de France, **117** (4), 2012 : 461-472.

Le complexe *Agrias amydon* dans le haut bassin amazonien (Equateur, Pérou, Brésil, Bolivie) (Lepidoptera, Nymphalidae)

par Gilles SÉRAPHIN

159 rue Saint-Géry, F – 46000 Cahors <seraphin.gilles@wanadoo.fr>

Résumé. – P. I. Lathy et P. Rebillard ont signalé trois nouvelles sous-espèces d'*Agrias amydon* Hewitson sans les décrire. La première et la seconde, identifiées respectivement à partir de collectes du haut Madeira (Pérou, Madre de Dios) et des versants orientaux de la cordillère équatorienne, sont décrites ici sous le nom d'*Agrias amydon lathyi* n. ssp. et d'*Agrias amydon klugi* n. ssp. La troisième, du haut Huallaga, a été confondue par P. Rebillard avec *Agrias tryphon* Fruhstorfer. Elle est décrite ici sous le nom d'*Agrias amydon philoxenus* n. ssp.

Abstract. – **The *Agrias amydon* complex in the high Amazon basin (Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil) (Lepidoptera, Nymphalidae)**. P. I. Lathy and P. Rebillard reported three new subspecies of *Agrias amydon* Hewitson, but did not describe them. The first and the second one were collected and identified respectively in the upper Madeira River basin (Madre de Dios, Peru) and on the eastern slopes of the Ecuadorian Andes. They are described here under their respective names *Agrias amydon lathyi* n. ssp. and *Agrias amydon klugi* n. ssp. The third one, from the upper Huallaga Valley, has commonly but mistakenly been known under the name *Agrias tryphon* Fruhstorfer as P. Rebillard first suggested. It is described here under the name *Agrias amydon philoxenus* n. ssp.

Keywords. – Charaxinae, taxonomy, new subspecies, Peru, Ecuador.

Agrias amydon a été décrit de la région de Muzo en Colombie par HEWITSON (1854). En Amérique tropicale et équatoriale, l'espèce présente une aire de répartition essentiellement occidentale qui s'étire de l'Amérique centrale à la Bolivie en s'adossant aux piémonts méso-américains et andins.

Trois agrégats de sous-espèces, bien caractérisés, peuvent être distingués au sein de l'espèce (ou super-espèce ?). L'agrégat *amydon* qui occupe la Colombie, l'Amérique centrale, le Venezuela et l'Ouest équatorien atteint sa limite sud à Villavicencio (Colombie). Il comprend des formes à bande discale oblique, rouge ou jaune, et aux ailes antérieures relativement hautes. L'agrégat *zenodorus*, se rencontre entre 600 et 1200 m, en deux populations disjointes localisées sur les pentes amazoniennes de la cordillère orientale de l'Equateur et du Nord du Pérou, entre Tena et Tarapoto. Plus constant, il présente des formes à bande discale généralement jaune et à large tache bleu métallique aux ailes postérieures. La découpe des ailes antérieures est plus falquée et plus basse que chez *amydon*. L'agrégat *amydonius* se rencontre dans la plaine amazonienne autour d'Iquitos et jusqu'à 800 m sur les versants orientaux des Andes péruviennes et boliviennes. Il atteint sa limite nord sur le haut rio Caqueta vers Mocoa et Umbria (Colombie) où il est séparé de l'agrégat *amydon* par une lacune de répartition de 400 km environ. Il présente en revanche des zones de contact restreintes avec l'agrégat *zenodorus*. Très variable, il comprend des formes à large plage discale rouge ou jaune. La découpe des ailes antérieures est semblable à celle de *zenodorus*.

Cette répartition entre agrégats vicariants, tantôt allopatrique, tantôt parapatrique avec des zones restreintes de sympatrie, évoque soit la configuration d'une *superspecies* divisée en trois *prospecies*, soit celle d'un complexe spécifique divisé en trois *greges*, catégories de la taxonomie évolutive dont BERNARDI (1980 : 378-397) a normalisé l'usage Si tel était le cas, toujours en suivant les préconisations de BERNARDI (1980 : 412-414), il conviendrait de noter ces trois taxons de la façon suivante : *Agrias* (*amydon*) *amydon* Hewitson, *A.* (*amydon*) *zenodorus* Hewitson et *A.* (*amydon*) *amydonius* Staudinger. Cette notation est très proche de celle qu'adopte REBILLARD (1961) dans sa révision du genre *Agrias*. C'est celle qui est proposée dans cet article.

Quoi qu'il en soit, et si l'on se réfère à la récente synthèse bien illustrée de SPÄTH (1999), *Agrias amydon* serait représenté par treize sous-espèces, à savoir, dans l'ordre chronologique de leur description :

– *Agrias amydon amydon* Hewitson, 1854 (Colombie, vallée du Magdalena) ;

– *A. amydon zenodorus* Hewitson, 1870 (Cordillère orientale, Equateur et nord du Pérou) ;

– *A. amydon amydonius* Staudinger, 1888 (Pérou, Loreto, environs d'Iquitos, rio Putumayo) ;

– *A. amydon bogotana* Fruhstorfer, 1895 (nord-ouest du Venezuela et versant est de la cordillère orientale colombienne, Villavicencio) ;

– *A. amydon boliviensis* Fruhstorfer, 1895 (Bolivie) ;

– *A. amydon athenais* Fruhstorfer, 1912 (Colombie occidentale et nord-ouest de l'Equateur) ;

– *A. amydon aristoxenus* Niepelt, 1914 (Pérou méridional, Pichis road) ;

– *A. amydon tryphon* Fruhstorfer, 1916 (Pérou central, Huallaga) ;

– *A. amydon extensa* Lathy, 1924 (Brésil, Sao Paulo de Olivença, Tonantins) ;

– *A. amydon oaxacata* Kruck, 1931 (Mexique, Oaxaca) ;

– *A. amydon smalli* Miller & Nicolay, 1971 (Costa Rica central et méridional, Panama) ;

– *A. amydon philatelica* De Vries, 1980 (Mexique méridional, Chiapas, Guatemala, nord-ouest du Costa Rica) ;

La treizième sous-espèce, encore inédite, est indiquée par l'auteur comme celle de la région de Marcapata au sud-est du Pérou.

Outre cette dernière sous-espèce non encore décrite, cette classification qui correspond à l'usage courant a laissé de côté plusieurs autres populations, bien que celles-ci aient été mises en évidence par des auteurs anciens, à savoir P. I. Lathy et P. Rebillard. Une autre population oubliée est celle qui a été signalée par MICHAEL (1925 : 54) de la région de Tarapoto (Pérou, San Martin) sous le nom *A. amydon tarapotensis*. Nous renvoyons à REBILLARD (1961 : 171) pour la description de cette "forme locale" mal connue et qui semble ne plus avoir été observée depuis plusieurs décennies.

Plus récemment, une population nouvelle a été décrite du sud du Mexique postérieurement à la publication de SPÄTH sous le nom d'*Agrias amydon lacandona* De La Maza & De La Maza, 1999. Elle avait déjà été évoquée par REBILLARD (1961 : 167) à partir d'un spécimen femelle "de grande taille", collecté à Panzos au Guatemala (sans doute dans les années 1930). Ce spécimen est conservé dans la collection Fournier au Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), à Paris.

Le statut de ces sous-espèces repose sur une organisation nomenclaturale qu'il est impossible de faire correspondre aujourd'hui encore à des réalités biologiques précises et vérifiables, faute de données suffisantes. Elles rendent compte utilement néanmoins de la variation géographique des différentes entités. La plupart d'entre elles correspondent à des populations géographiquement mal cernées, isolées souvent par d'importantes lacunes de collectes, apparemment polymorphes et peu constantes, mais caractérisées toutefois par la récurrence de "formes locales" stables et numériquement significatives. REBILLARD (1961), dernier réviseur du genre, notait qu'aucune de ces entités n'avait atteint un équilibre suffisant pour qu'on puisse leur attribuer des caractères subspécifiques incontestables. C'est avec ces réserves, mais en cohérence avec la classification admise jusqu'à présent par l'usage prédominant, que trois nouvelles "sous-espèces" sont proposées ici.

Les populations inédites signalées par Percy I. Lathy. – Dans ses "*Thèses entomologiques*", LATHY (1921 : 19-20) avait signalé deux formes nouvelles d'*Agrias amydon*, l'une de Sarayacu (Equateur, province de Pastazza), l'autre d'Inambari (Pérou, département du Madre de Dios), d'après quatre spécimens de la collection Fournier du MNHN. Parmi ces spécimens, les trois qui étaient susceptibles de constituer le matériel type de nouvelles sous-espèces ont apparemment disparu de cette collection après la publication de Lathy. Cette disparition regrettable explique sans doute que P. Rebillard n'ait pas rendu compte de ces deux taxons restés "en attente".

Pour les deux exemplaires du Madre de Dios (Inambari), Lathy a clairement indiqué son intention de les décrire en tant que sous-espèce nouvelle ("race locale"). Cependant, constatant qu'ils présentaient entre eux des différences d'habitus, il estima qu'il convenait préalablement d'identifier la forme typique à partir d'autres collectes, ce qu'il n'a pas fait. Il a cependant donné une illustration de l'un des deux [fig. 2, extrait de LATHY (1921 : pl. VII, fig. 3-4)]. La présence d'*Agrias amydon* dans le Madre de Dios a par la suite été évoquée par DESCIMON (1976 : 321) qui signale à ce propos des spécimens intermédiaires entre *A. amydon* et *A. pericles* Bates, 1860. Cette population correspond manifestement à la sous-espèce non décrite, mentionnée par SPÄTH (1999 : 4) comme représentant l'espèce dans les régions de Marcapata et du Madre de Dios. Nous sous-espèce recevra ici le nom nouveau de *lathyi* ; la description en sera donnée plus bas.

Les deux spécimens équatoriens mentionnés par LATHY (1921 : 19-20 ; 1924 : 149-150) se trouvaient à son époque dans la collection Fournier du MNHN. Ils provenaient tous les deux de Sarayacu, localité située à 450 m d'altitude environ. L'un des deux (encore dans la collection) correspondait selon l'auteur à la forme typique d'*Agrias amydon amydonius*. L'autre, toujours selon l'auteur, était "proche de *tryphon*", avec aux ailes postérieures "une grande tache bleu-violet" et une plage discale orange (et non rouge) au revers des ailes antérieures. Cette forme très caractérisée a été de nouveau évoquée, cette fois par MICHAEL (1932 : 270), lequel lui a donné le nom d'*extensa* en la rattachant à la sous-espèce *A. amydon zenodorus*, sans se préoccuper du fait que le nom *extensa* avait précédemment été donné par LATHY (1924) à une autre forme d'*A. amydon* rencontrée au Brésil. Par la suite, la forme équatorienne à grande tache bleue aux ailes postérieures a pu être collectée assez régulièrement aux environs de Tena (province de Napo), en tant que forme individuelle d'*A. amydon zenodorus*. C'est sous ce nom que SPÄTH la présente (pl. 7, fig. 5 et 6) en figurant deux spécimens mâles provenant de la région de Tena (forme jaune et rouge) en même temps que deux *A. a. zenodorus* typiques de la même zone de collecte (un des deux provient de la localité Sarzayacu[2]). On constate cependant que ces deux spécimens, en fait assez distincts d'*A. a. zenodorus* par leur habitus, sont très proches en revanche d'*A. amydon amydonius* dont ils ne diffèrent essentiellement que par l'ampleur de la tache bleue des ailes postérieures, plus étendue encore que dans la sous-espèce *A. a. extensa*. Dans la plupart des collections, les spécimens semblables et provenant de la même région sont étiquetés (à tort) sous le nom *A. a. zenodorus* f. *flavicellus* Michael, 1930. Cette forme est représentée sous ce nom par FLOQUET (2009 : 92 ; 2010 : 140). Je donnerai à celle-ci le nom nouveau de *klugi*. Elle est décrite ci-après.

***Le problème d'*Agrias amydon tryphon**. – La question concernant les populations de la vallée de l'Ucayali est plus compliquée. STAUDINGER (1888 : 366-367) décrivit deux spécimens nouveaux dépourvus des stries claires typiques qui caractérisent en principe *A. amydon amydonius* d'Iquitos et de Pebas (fig. 1), en faisant état de la variabilité d'*A. a. amydonius*. Ces deux exemplaires avaient été collectés par Otto Michael, l'un en 1896 à Masisea sur l'Ucayali autour du 9e parallèle sud, l'autre en 1890-91 à São Paulo de Olivença (Brésil, 300 km à l'est de Pebas). Après la mort de Staudinger, FRUHSTORFER (1916 : 573) sépara d'*amydonius* ces deux spécimens et créa pour eux la sous-espèce *tryphon*, en les désignant implicitement comme syntypes ce qui eut pour conséquence de poser de facto un problème de nomenclature. Les deux syntypes de Fruhstorfer présentaient entre eux des différences morphologiques assez notables et étaient suffisamment éloignés géographiquement pour qu'on puisse les séparer eux-mêmes l'un de l'autre et les attribuer à deux taxons distincts. Le spécimen péruvien de l'Ucayali se caractérisait par l'absence de tache bleue aux ailes postérieures (*cf.* fig. 3).

[2] Sarzayacu (Equateur, Napo), localité et affluent du rio Anzut, entre Puerto Napo et Talag (environ 600 m d'altitude) ne doit être confondue ni avec Sarayacu (Equateur, Napo) situé à 30 km nord d'Archidona à 1700 m d'altitude, ni avec Sarayacu (Equateur, Pastaza), localité-type d'*Agrias claudina sara* Fruhstorfer, 1902, à 400 m d'altitude.

LATHY (1924 : 150), considérant (à tort) qu'il était mentionné le premier dans la publication de Fruhstorfer, le désigna comme forme typique (de fait, lectotype) de la sous-espèce *tryphon* Fruhstorfer. Le second, celui de São Paulo de Olivença au Brésil, se différenciait par la large tache bleue de ses ailes postérieures. Après avoir constaté que les spécimens de la même région (São Paulo de Olivença et Tonantins) présentaient tous ce caractère, LATHY proposa de leur attribuer le nom *extensa* en désignant comme type, non pas le syntype de Fruhstorfer, mais un nouveau spécimen capturé par Fassl en septembre 1923 à Tonantins (actuellement au MNHN dans la collection Fournier).

Fruhstorfer avait commis une erreur en situant la localité-type d'*Agrias amydon tryphon* au confluent de l'Ucayali et du Marañón, alors que Masisea se trouve 500 km plus au sud à proximité de Pucallpa. Par la suite, REBILLARD (1961 : 170), reconduisant l'erreur de Fruhstorfer, a ajouté lui-même une certaine confusion en considérant que le nom *tryphon* devait s'appliquer surtout aux spécimens du Huallaga et, en particulier, à ceux de la région de Juanjui. Les auteurs qui ont suivi Rebillard ont à nouveau restreint l'acception du nom *tryphon*, tout en lui conservant le rang de sous-espèce, en le réservant aux populations de Tingo Maria, mieux caractérisées et moins variables que celles de Juanjui. DESCIMON (1976 : 322-324) semble être le premier à avoir employé *tryphon* dans cette nouvelle acception, non sans quelques imprécisions. Plus clairement, SPÄTH (1999 : pl. 6, fig. 1 et 3) a très explicitement séparé *Agrias amydon tryphon* des autres sous-espèces péruviennes en situant son aire de répartition dans la zone de Tingo Maria. Ces auteurs ont été suivis entre autres par SMART (1976 : 213, n° 22) et CHOIMET (2004 : 18, 20). Si l'on retient la séparation qu'ils proposent pour la population de Tingo Maria, il faut donc considérer que cette sous-espèce correspond à *Agrias amydon tryphon* auct., *nec* Fruhstorfer.

Du fait de l'homonymie introduite par le nouvel usage, je propose le nom de *philoxenus* (sous-espèce nouvelle décrite ci-après) pour désigner la sous-espèce de Tingo Maria, *Agrias amydon tryphon* Fruhstorfer étant le nom par lequel il convient de désigner les populations de l'Ucayali, conformément à la description de son auteur et à l'origine du lectotype désigné par Lathy.

DESCRIPTIONS DES SOUS-ESPÈCES NOUVELLES

Les trois nouveaux taxons subspécifiques décrits ci-dessous sont rapportés à la *prospecies amydonius* au sein de la *superspecies amydon.*

Agrias (*amydon*) *amydonius lathyi* n. ssp.

Agrias amydon, race locale : LATHY, 1921 : 19, pl. VII, fig. 3-4.
Agrias amydon ssp. nov. ? (SE–Peru ; rio Marcapata, Madre de Dios) : SPÄTH, 1999 : 4.

HOLOTYPE : ♂, Pérou, Madre de Dios, Puerto Maldonado (GS[3] 2484, ex coll. Gerstner).

PARATYPES : 3 spécimens. 1 ♂, *idem* holotype, 2.V.1990 (PW) ; 2 ♂, *idem* (GS 3548 et 3598).

AUTRE MATÉRIEL EXAMINÉ OU ILLUSTRÉ DANS DES PUBLICATIONS : 1 ♂, Pérou Madre de Dios, rio Inambari (LATHY, 1921 : pl. VII, fig. 3-4) ; 2 ♂, Pérou, alto rio Madre de Dios (FLOQUET, 2009 : 96) ; 1 ♂, Bolivie "Yungas" (SORIMACHI, 1998 : pl. 31, fig. 92) ; 1 ♂, Pérou, Ucayali, Atalaya 250-300 m, *Büche leg.*, IV.2006 (GS 2855) ; 2 ♂, Pérou, San Martin, Juanjui, chasse Klug, V.1936 (GS 2047 et 3053, ex coll. Le Moult) ; 1 ♂, environs de Caucalândia, Brésil, Rondônia (AUSTIN, 2009 : fig. 23, 31).

Description du mâle. – Fig. 2 (d'après LATHY, 1921 : pl. VII), et fig.4.

Face dorsale, ailes antérieures. Tache baso-discale rouge ou rouge orangé, atteignant la base du bord interne comme chez *Agrias amydon amydonius* (contrairement à *A. a. aristoxenus* et *A. a. philoxenus*) ; marge interne presque droite, dépassant à peine la nervure 1 par un semis d'écailles noires. Taches

[3] ***Acronymes utilisés***. – **GS** : collection Gilles Séraphin, Cahors. **PW** : Collection Patrick Weschler, Bergerac. **JPJ** : collection Jean-Pierre Joubert, Paris. **PB** : collection Philippe Beaufour, Paris. **MNHN** : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

préapicales des ailes antérieures plus marquées que chez *A. a. amydonius* et *A. a. tryphon*, la plus proche du bord costal pouvant être la plus marquée.

Face dorsale, ailes postérieures. Absence ou forte réduction de la tache bleue ; stries claires internervurales absentes ou vestigiales et réduites dans ce cas à l'espace e1c (présentes chez *A. a. amydonius*). Découpe des ailes nettement dentelée.

Face ventrale, ailes antérieures. Aire basodiscale généralement jaune orangé ou jaune (forme *umbrianus*).

Face ventrale, ailes postérieures. Marge interne partiellement effacée, réduite à l'espace 1 et à une ombre basale ne dépasse pas la fourche des nervures 2 et 4 (contrairement à *A. a. amydonius* et *A. a. tryphon*).

Variation. – Au revers des ailes antérieures, l'aire baso-discale peut être rose orangé au lieu de jaune (il existe vraisemblablement des formes rouges). Le spécimen supposé provenir des Yungas boliviennes, représenté par SORIMACHI (1998 : fig. 92), pourrait être une forme intermédiaire entre *Agrias amydon lathyi* n. ssp. et *A. a. boliviensis*. La femelle est encore inconnue.

Etymologie. – En hommage à Percy I. Lathy, premier descripteur de la sous-espèce, autrefois administrateur de la collection de Mme Fournier de Horrack et auteur de plusieurs publications consacrées au genre *Agrias*.

Répartition. – Voir carte (fig. 13). Cette sous-espèce est rencontrée au Pérou entre 200 et 500 m d'altitude dans le bassin de l'alto rio Madre de Dios (Puerto Maldonado, rio Inambari). On l'a signalée également du Brésil, dans l'état de Rondônia (AUSTIN, 2009)

Convergence. – *Agrias pericles peruviana* Lathy, 1924.

Discussion. – Selon SPÄTH (1999 : 4), les populations du sud du Pérou (río Marcapata et río Madre de Dios), mentionnées également par DESCIMON (1976 : 321), constituent une sous-espèce inédite, distincte d'*Agrias amydon amydonius*. Cette population avait déjà été signalée du rio Inambari par LATHY (1921 : 19, et pl. VII, fig. 3-4) qui en a décrit deux spécimens dont l'un est figuré. Elle reste mal connue en raison du faible nombre d'exemplaires collectés mais offre l'intérêt d'habiter les mêmes territoires qu'*A. pericles peruviana* Lathy, 1924, et *A. pericles niepelti* Seydel, 1925, indice d'une séparation spécifique, bien que DESCIMON (1976) fasse état de spécimens présentant des "patterns intermédiaires".

Les rares spécimens connus de cette région présentent des caractères communs suffisamment différents de ceux des sous-espèces de la plaine amazonienne pour justifier l'hypothèse d'une sous-espèce distincte. Selon Lathy, le caractère le plus remarquable des exemplaires du bassin du Madre de Dios réside dans les taches préapicales claires, "très accentuées". On peut signaler également la réduction de la marge interne noire au verso des ailes antérieures qui accentue fortement la ressemblance de cette sous-espèce avec *Agrias pericles peruviana* avec laquelle elle cohabite.

***Agrias* (*amydon*) *amydonius philoxenus* n. ssp.**

= *Agrias amydon tryphon* auct., *nec* Fruhstorfer, 1916.
Agrias amydon (*tryphon* exerge) *tryphon* : DESCIMON, 1976 : 323.
Agrias amydon tryphon : SMART, 1976 ; SPÄTH, 1999 : 4.

HOLOTYPE : ♂, Pérou, département de Huanuco, Tingo Maria, 670 m, VIII.2008, ex coll. Michael Büche (GS 3213, déposé au MNHN) (fig. 6)

PARATYPES : 14 spécimens. 3 ♂, Tingo Maria (GS 2046, 3522, 3523, ex coll. Laurent Schwartz) ; 1 ♂, *idem*, sans date (GS 3316, ex coll. Wölfling) ; 2 ♂, *idem*, 670 m, X.2008 (GS 3214, 3215, ex coll. Michael Büche) ; 1 ♂, *idem*, 600 m, 1958 (JPJ, ex coll. D'Alessandro) ; 1 ♂, Juanjui, récolte Klug, 12.V.1936 (GS 2080, ex coll. Le Moult) ; 1 ♀ (allotype) forme rouge orangé, Aucayacu, X.2009 (GS 3148) (fig. 8) ; 1 ♀ rouge orangé, *idem*, VIII.2008 (GS 2895) ; 1 ♀ forme jaune, *idem*, IX.2007 (GS 2679) ; 1 ♀ forme rouge, *idem*, X.2007 (GS 2671) ; 1 ♀ forme rouge, *idem*, La Morada, II.1997 (JPJ) ; 1 ♀ forme jaune, Tingo Maria, 10.VIII.2008 (JPJ), ex coll. Büche (fig. 7).

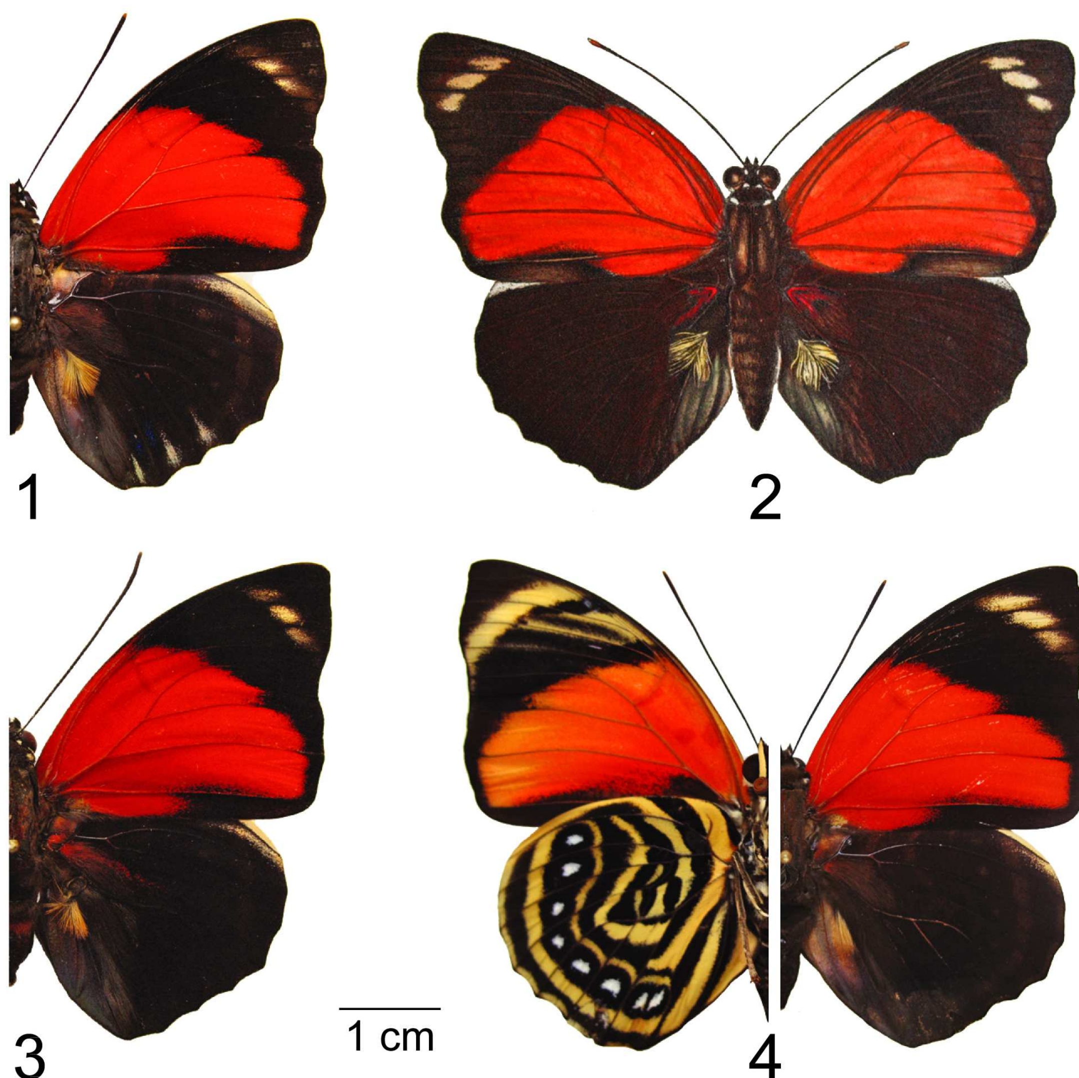


Fig. 1-4. – *Agrias amydon sspp.* – 1, *Agrias amydon amydonius* Staudinger, forme typique, ♂, Iquitos (Pérou, Loreto). – 2, *Agrias amydon lathyi* n. ssp., ♂, Inambari (Pérou, Madre de Dios) (extrait de LATHY, 1921, pl. VII, fig. 3). – 3, *Agrias amydon tryphon* Fruhstorfer, forme typique, ♂, Bolognesi (Pérou, Ucayali). – 4, *Agrias amydon lathyi* n. ssp., holotype, ♂, Puerto Maldonado (Pérou, Madre de Dios) (GS 2484).

Description du mâle. – Fig. 6 (*cf*. également SMART, 1984 : 213, fig. 22 ; SPÄTH, 1999 : pl. 6, fig. 1). Envergure : holotype 72 mm ; moyenne des paratypes 70 mm (66 à 73 mm). Mêmes caractéristiques générales qu'*A.* (*a.*) *amydon aristoxenus*.

Face dorsale, ailes antérieures. Trois taches apicales claires, la tache centrale, constamment plus marquée, étant encadrée par deux taches plus enfumées ; la tache baso-discale est rouge franc, vermillon ou rouge brique, un peu plus étendue que chez *Agrias amydon aristoxenus* ; la marge interne noire occupe la totalité de l'espace 1a (chez *A. a. amydonius* et *A. a. lathyi*, la marge s'interrompt dans le tiers basal). Généralement, elle déborde faiblement dans l'espace 1b (chez *A. a. aristoxenus*, la marge noire, plus épaisse, est régulièrement arquée) ; la nervure 1 est souvent teintée de rouge.

Face dorsale, ailes postérieures. Fond noir, avec une tache bleue subanale (généralement plus réduite que chez *A. a. aristoxenus*), le plus souvent divisée en deux par la nervure 2, parfois absente. Les stries internervurales qui caractérisent *A. a. amydonius* sont absentes.

Face ventrale, ailes antérieures. Fond rouge ou rouge orangé. La marge interne longeant la cellule et la base de la nervure 2 avant de s'infléchir vers le tornus est souvent estompée (contrairement à *A. a. aristoxenus*). La marque discocellulaire noire est généralement absente (présente chez *A. a. aristoxenus*), de même que les deux points cellulaires qui caractérisent *A. a. boliviensis* et *A. a. zenodorus*.

Face ventrale, ailes postérieures. Comme chez les autres sous-espèces péruviennes d'*A. amydon*.

Description de la femelle. – Envergure 75 à 82 mm. Ornementation semblable à celle du mâle à l'exception de la tache bleue des ailes postérieures généralement absente. Les taches claires préapicales sont mieux marquées. On observe trois formes chromatiques. La forme rouge paraît être moins fréquente (*cf*. SPÄTH, 1999 : pl. 6, fig. 3). La forme jaune semble moins

rare (paratype n°4). On trouve également une forme rouge orangé, décrite de Juanjui par REBILLARD (1961 : 170) comme "la véritable femelle d'*A. a. tryphon*" (paratypes, fig. 7 et 8).

Variation. – Cette sous-espèce présente un habitus remarquablement stable chez les mâles, contrairement aux populations très polymorphes rencontrées en aval de Juanjui sur le Huallaga. Elle est plus variable chez les femelles. La tache bleue des ailes postérieures

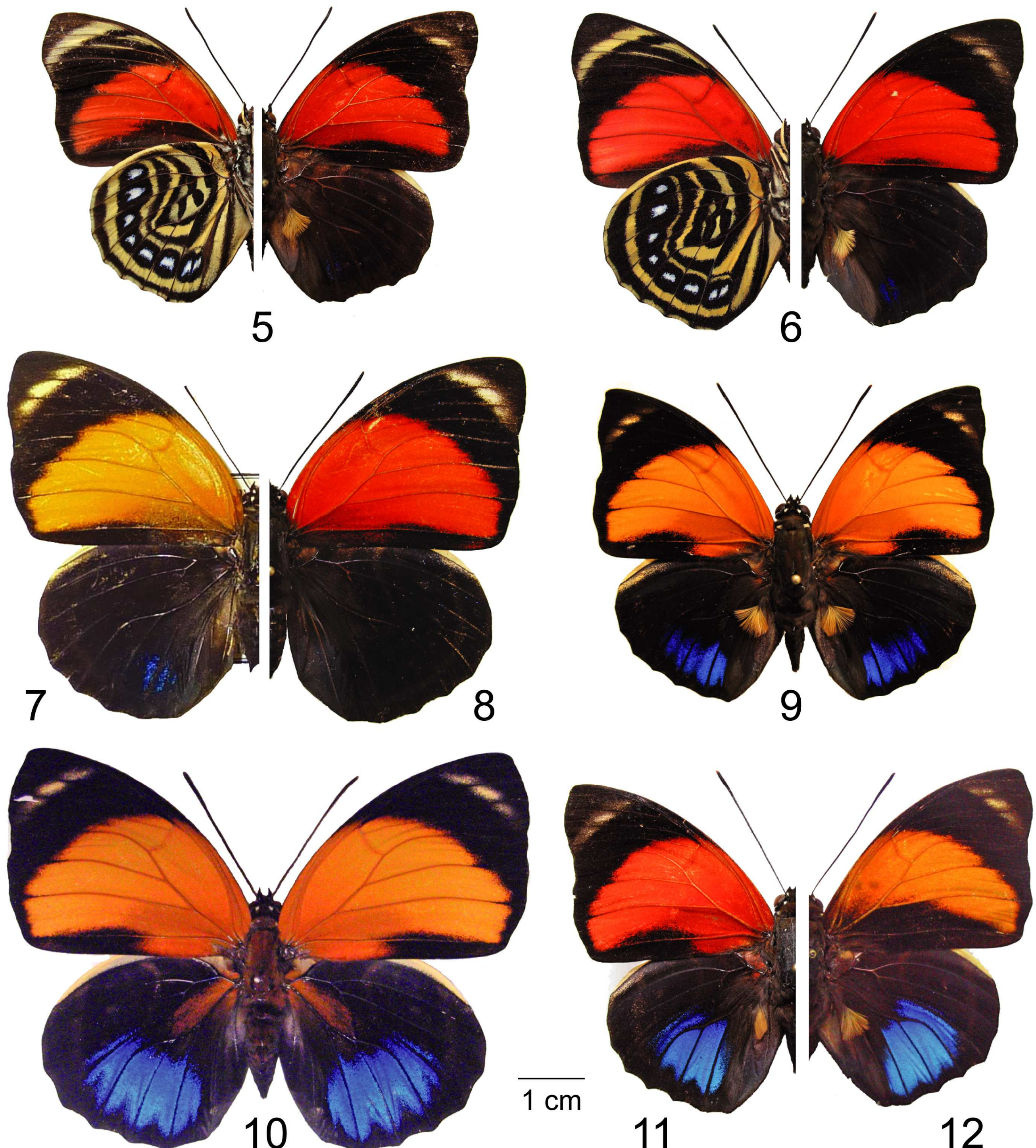


Fig. 5-12. – *Agrias amydon sspp.* – 5, *Agrias amydon aristoxenus* Niepelt, forme typique, ♂, Chanchamayo (Pérou, Junín) (MNHN, Paris, coll. Fournier, tiroir 4, n°14). – 6, *Agrias amydon philoxenus* n. ssp., holotype, ♂, Tingo Maria (Pérou, Huallaga) (coll. Séraphin n°3213). – 7, *Agrias amydon philoxenus* n. ssp., paratype, ♀, Tingo Maria (Pérou, Huallaga) (coll. Joubert, Paris). – 8, *Agrias amydon philoxenus* n. ssp., allotype, ♀, Aucayacu (Pérou, Huallaga) (coll. Séraphin n°3148). – 9, *Agrias amydon klugi* n. ssp., paratype, ♂, Tena (Equateur, Napo) (coll. Séraphin n°2487). – 10, *Agrias amydon klugi* n. ssp., paratype, ♀, San Turco (Equateur, Napo) (coll. Weschler). – 11, *Agrias amydon klugi* n. ssp., paratype, ♂, forme rouge, San Turco (Equateur, Napo) (coll. Séraphin n°3495). – 12, *Agrias amydon zenodorus* f. *flavicellus* Michael, holotype, ♂, rio Upano (Equateur) (MNHN, Paris, coll. Fournier, tiroir 5, n° 12).

est rarement absente totalement chez le mâle (forme *semilarseni*) mais peut se réduire à quelques écailles. Elle peut au contraire s'étendre de part et d'autre des nervures 2 et 3 en rappelant *Agrias amydon boliviensis*. On observe assez rarement chez le mâle, plus fréquemment chez la femelle, des caractères intermédiaires avec *A. a. amydonius* : tache basodiscale des ailes antérieures occupant le tiers basal de l'espace 1a ; présence des stries internervurales aux ailes postérieures (observée chez une femelle de la forme jaune, provenant d'Aucayacu) ; diffusion rouge orangée à la base de l'aile postérieure (uniquement chez la femelle).

Etymologie. – Philoxenus, poète grec du Ve siècle, très critiqué par Aristoxenus. Il vécut à la cour de Denys de Syracuse et mourut à Ephèse vers 380.

Répartition. – Voir carte (fig. 13). L'aire géographique de la sous-espèce est restreinte à la vallée du Huallaga en amont de Juanjui où *Agrias amydon philoxenus* vole entre 500 et 900 m. Au nord, elle est remplacée par *A. a. zenodorus* à moyenne altitude (versants de la cordillère orientale à Juanjui et Tarapoto). A plus basse altitude, le bassin de Juanjui constitue une zone de contact entre plusieurs sous-espèces qui y montrent une très forte variabilité. A l'est, la cordillère de Huachon sépare *A. a. philoxenus* de la vallée de l'Ucayali. Au sud, une importante barrière d'altitude la sépare du bassin du Tambo où vole *A. a. aristoxenus*. Localités mentionnées : Pérou, département de Huallaga, Tingo-Maria, Monzon, Las Palmas, Aucayacu ; département de San Martin, Juanjui.

Convergence. – L'habitus de cette sous-espèce rappelle celui d'*Agrias claudina lugens* Staudinger, 1886, notamment de la forme *decyanea* (synonyme *hades*) qui partage la même zone d'endémisme (*cf*. SMART, 1976 : 212, fig. 6 et 22).

Discussion. – DESCIMON (1976 : 323, tableau II) est le premier à avoir séparé les populations de Tingo Maria rattachées à *Agrias amydon tryphon*, de celles de Chanchamayo rattachées à *A. a. aristoxenus*. Cette distinction est reprise par SPÄTH (1999 : 4, pl. 6, fig. 1 à 3 ; pl. 17, fig. 4 et pl. 19, fig. 5) dont les illustrations paraissent convaincantes sur ce point.

Si l'on considère les séries anciennes, les critères de différenciation paraissent assez clairs entre les séries étiquetées "Tingo Maria" (*A. a. philoxenus*) et celles de la région de Chanchamayo (*A. a. aristoxenus*). Concernant les mâles, les caractères diagnostiques les plus significatifs sont les suivants :

– face dorsale, ailes antérieures : chez *A. a. aristoxenus*, tache rouge basodiscale moins étendue, amincie au tornus et limitée par une marge interne plus épaisse ;

– face ventrale, ailes antérieures : chez *A. a. aristoxenus*, présence d'une marque disco-cellulaire, absente chez *A. a. philoxenus*.

Dans les séries récoltées plus récemment et supposées provenir de Tingo Maria, la différenciation entre *A. a. philoxenus* et *A. a. aristoxenus* est beaucoup moins évidente et chacune des deux populations présente une certaine proportion de spécimens dont l'attribution est indécise. Il convient cependant de noter que dans ces séries récentes (postérieures aux années 1980), *A. a. aristoxenus* n'est plus représenté par des spécimens de la localité typique (Chanchamayo), mais par des collectes de la région de Satipo (130 km en aval dans le bassin du Tambo) dans lesquelles les caractères typiques de la sous-espèce sont moins nets et moins constants. On note également que, du fait de l'amplification des échanges entre collecteurs et négociants, l'origine réelle des spécimens supposés provenir de Tingo Maria est devenue difficile à certifier pour les récoltes postérieures aux années 1980.

La variabilité des deux populations présente néanmoins des particularités : celle d'*Agrias amydon philoxenus*, notamment chez les femelles, montre une proximité avec *A. a. amydonius* qui paraît propre à cette sous-espèce tandis que la variabilité d'*A. a. aristoxenus* rend compte surtout d'une proximité avec *A. a. tryphon* et *A. a. boliviensis*. Il ne s'agit pas pour autant d'une variation de cline. La séparation géographique des deux populations, isolées par la cordillera de Huachon (plus de 2000 m), et le fait qu'une sous-espèce différente au moins

s'interpose entre les deux, exclut cette hypothèse. Il paraît donc utile de maintenir la séparation entre *A. a. aristoxenus* et *A. a. philoxenus*, et de maintenir sur ce point l'usage courant.

Un autre problème réside dans la distinction à établir éventuellement entre la population de Tingo Maria et celle rencontrée à plus basse altitude vers Juanjui. Dans les séries anciennes (antérieures à 1990), ces deux populations sont représentées par des spécimens semblables, plutôt grands et fréquemment de couleur rouge brique, que Rebillard a présentés sous le nom de *tryphon*. Dans les séries plus récentes, les spécimens provenant de Tingo Maria ou d'Aucayacu sont en général plus petits et constamment de couleur rouge franc, ce qui les distingue quelque peu des anciennes récoltes. En attendant de pouvoir disposer d'informations très précises quant aux localités de collectes anciennes et actuelles (hypothèse peu probable), l'ensemble des spécimens de la moyenne vallée du Huallaga sera provisoirement rassemblé dans une sous-espèce unique.

***Agrias* (*amydon*) *amydonius klugi* n. ssp.**

Agrias amydon zenodorus f. *extensa* ; nomen collectivum : MICHAEL, 1932 : 270.
Agrias amydon zenodorus ; SPÄTH, 1999 : pl. 7, fig. 4 et 5.

HOLOTYPE : 1 ♂, Equateur, Napo, Apuya, III.1996, coll. Joubert, Paris (ex coll. Dupont, déposé au MNHN, Paris).

PARATYPES : forme typique (14 spécimens) : 1 ♂, Equateur, Napo, Tena 500-1000 m, III.2006 (GS 2487), ex coll. Büche (fig. 9) ; 1 ♂, *idem*, VII.1993 (PW) ; 1 ♂, *idem*, II.1994 (PW) ; 1 ♂, *idem*, 12.XII.1993 (PB) ; 1 ♂, Equateur, Napo, Apuya, IV.1990 (JPJ), ex coll. Porion ; 1 ♂, *idem*, X.2008, collecte *D. Peña Velastegui* (JPJ) ; 1 ♂, Equateur, Napo, Amazonga, Puyo, 13.VIII.2009, collecte *D. Peña Velastegui* (JPJ) ; 1 ♂, Equateur, Napo, Pimpilala, 500-1000 m, VII.2009 (JPJ), ex coll. Büche ; 2 ♂, *idem*, XI.1997 et XII.1997 (PB) ; 1 ♀, Equateur, Napo, Pimpilala, VII.2009 (JPJ), ex coll. Büche ; 1 ♀, Equateur, Napo, San Turco, I.2004 (PW, fig. 10) ; 1 ♀, Equateur, Napo, Venecia, Ahuano, X.2004 (PW) ; 1 ♀, Equateur, Napo, Pimpilala, 500-1000 m, VII.2009 (JPJ), ex coll. Büche.

Forme rouge (8 spécimens) : 1 ♂, Equateur, Napo, Apuya 1000 m, XI.2003 (GS 2495), ex coll. Delassise (fig. 11) ; 1 ♂, *idem*, IV.1990 (JPJ), ex coll. Porion ; 1 ♂, *idem*, 1993 (JPJ), ex coll. Morton ; 1 ♂, Equateur, Napo, Pimpilala, 500 m, 12.VII.2002 (JPJ), ex coll. D'Alessandro ; 2 ♂, Equateur, Napo, Tena, 10.IX.1992 et sans date (PW) ; 2 ♂, idem, 30.IX.1993 et 12.XI.1995 (PB).

AUTRE MATÉRIEL EXAMINÉ OU ILLUSTRÉ DANS DES PUBLICATIONS : 1 ♂, Pérou Loreto, Pumayacu "*A. amydon peruana* ab. *klugii*" (MNHN, coll. Fournier, tiroir 4, n° 5) ; 1 ♂, Pérou San Martin, Juanjui "*A. amydon tarapotenis* ab. *antonia*" (MNHN, coll. Fournier, tiroir 4, n° 10) ; 1 ♂, Pérou San Martin, Tarapoto "*A. amydon* ab. *fruhstorferi*, false *athenais*" (MNHN, coll. Fournier, tiroir 6, n° 4).

Description du mâle. – Fig. 9 et 11 (*cf*. également SPÄTH, 1999 : pl. 7, fig. 5 et 6). Envergure : holotype 71 mm ; moyenne des paratypes 68 mm (64 à 71 mm). Mêmes caractéristiques générales qu'*Agrias amydon amydonius* :

– face dorsale, ailes antérieures : aire basodiscale jaune, conforme au pattern d'*A. a. amydonius*, la marge interne étant plus épaisse ;

– face dorsale, ailes postérieures : tache bleue métallique post-discale plus étendue que chez *A. a. extensa*, rappelant celle d'*A. a. zenodorus*. Une suffusion jaune orangé occupe la cellule ;

– face ventrale, ailes antérieures : marge interne semblable à *A. a. amydonius*, tendant à s'estomper sur la nervure 2. Une ombre noire est présente à la base de la cellule ;

– face ventrale, ailes postérieures : comme chez les autres sous-espèces d'*A. a. amydonius* et A. *a. zenodorus*.

Description de la femelle. – Fig. 10 (*cf*. également FLOQUET, 2009 : 92). Envergure 75 à 82 mm. Ornementation semblable à celle d'*A. a. amydonius*. Seule la forme jaune est connue. La marge interne des ailes antérieures est moins épaisse et dépasse à peine la nervure 1. La tache bleue des ailes postérieures occupe l'espace post-discal. La suffusion colorée à la base des ailes postérieures, de type *amydonius*, est présente.

Variation. – Cette sous-espèce présente une morphe jaune (typique) et une morphe rouge. La morphe rouge est généralement rouge orangé (fig. 11). Elle correspond à la description du spécimen mentionné par LATHY (1921 : 26). L'importance de la tache bleue des ailes postérieures est très variable. La suffusion colorée des ailes postérieures est généralement plus marquée à la base de la cellule que chez le type, comme chez *Agrias amydon amydonius*.

La cohabitation de la forme *klugi* typique (jaune ou rouge et à large plage discale bleue aux ailes postérieures) avec la forme *amydonius* typique (toujours rouge et caractérisée par la présence de stries internervurales claires) a été signalée par Lathy à Sarayacu. Les deux formes se trouvent mêlées également dans les récoltes les plus récentes des collecteurs de la région de Tena, mais sans que l'on puisse être certain que les deux taxons proviennent réellement des mêmes stations. De fait, l'origine de certains de ces spécimens récents est douteuse, des échanges étant attestés entre les collecteurs de la région de Tena et ceux de la région du haut Marañón.

Etymologie. – En hommage à Guillermo Klug, botaniste et entomologiste allemand qui a collecté de nombreux spécimens dans les années 1930, notamment pour le compte du cabinet d'entomologie Bang-Haas.

Répartition. – Fig. 13. L'aire géographique de la sous-espèce est restreinte aux versants amazoniens de la cordillère orientale et plus particulièrement à la région de Tena en Equateur.

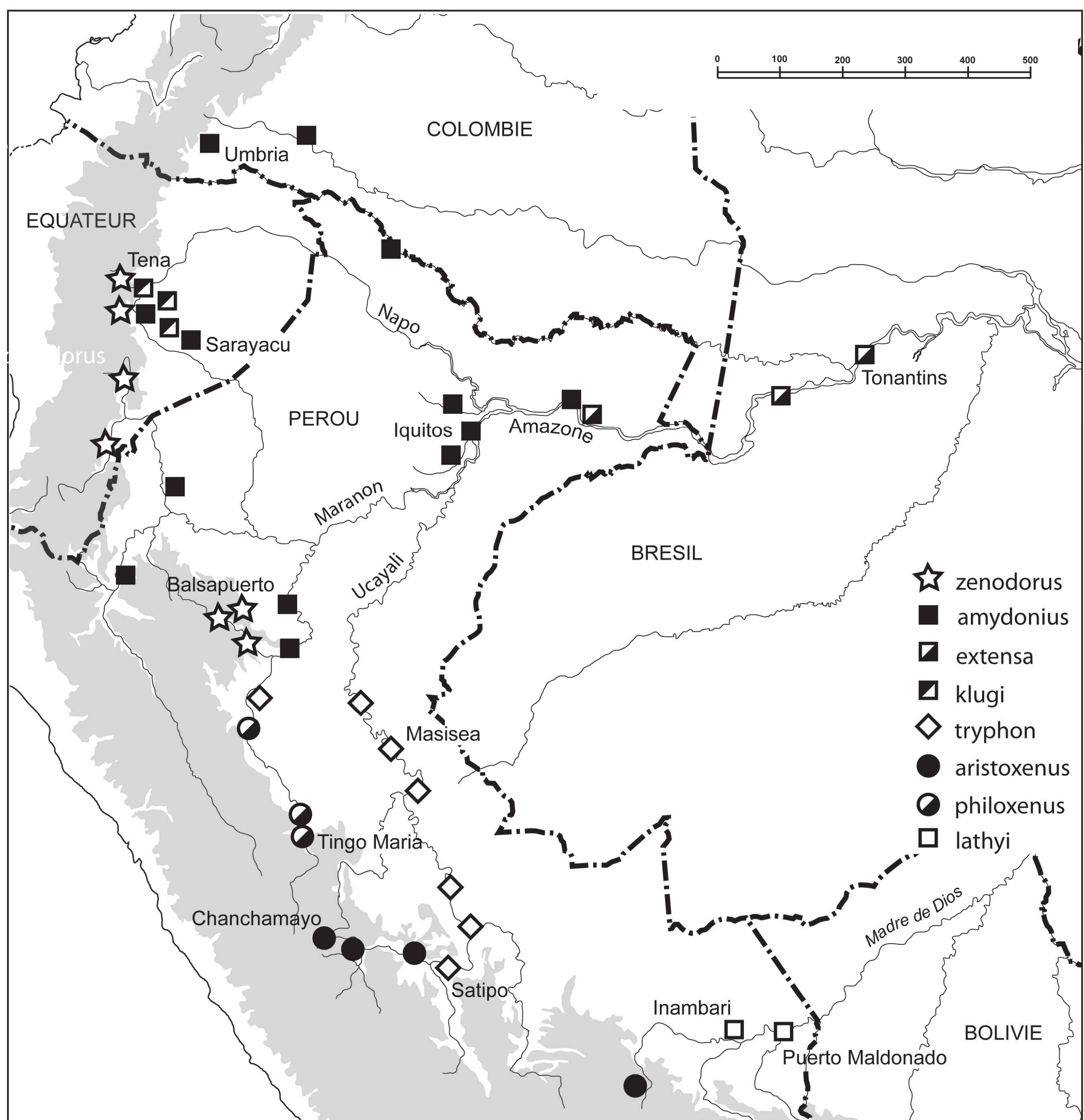


Fig. 13. – Localités de collecte des diverses sous-espèces d'*Agrias amydon* Hewitson, 1854.

Dans ce secteur, *Agrias amydon klugi* cohabite avec *A. a. zenodorus* autour de 700-1000 m et avec *A. a. amydonius* à plus basse altitude.

Localités mentionnées : Equateur, province de Napo (Ahuano Amazungo, Apuya, Pano, Pimpilala, "San Turco", Tena) ; province de Pastaza (Sarayacu).

Discussion. – La cohabitation d'*Agrias amydon klugi* avec *A. a. zenodorus* (au-dessus de 600 m d'altitude ?) et avec *A. a. amydonius* (au-dessous de 600 m ?), pose la question de la validité du statut de sous-espèce qui lui est accordé ici et de la place qu'il convient d'accorder à la forme *klugi* entre les deux autres taxons.

Hypothèse 1 : *klugi* serait une forme individuelle d'*A. a. zenodorus* et rendrait compte d'un cas de polymorphisme analogue à celui rencontré dans la sous-espèce *A. a. boliviensis* dont la tache jaune des ailes antérieures est de forme variable. Cette hypothèse est celle que retient l'usage courant qui désigne cette forme par erreur sous le nom d'*A. zenodorus* f. *flavicellus* (fig. 12). Compte tenu de la fréquence de *klugi* dans la région de Tena alors qu'*A. a. zenodorus* serait remarquablement stable ailleurs, il conviendrait de considérer ce taxon comme une forme locale d'*A. a. zenodorus* au sens de Rebillard (autrement dit une sous-espèce ?). Cette hypothèse est contredite par le fait que les formes rouges ou rouge orangé sont largement représentées chez *klugi* alors qu'elles sont exceptionnelles dans les mêmes localités chez *A. a. zenodorus*. On note de plus que certains caractères typiques d'*A. a. zenodorus* tels que les deux taches cellulaires du verso, sont systématiquement absents chez *klugi* alors qu'en revanche certains caractères typiques d'*A. a. amydonius* tels que la suffusion colorée de la base des ailes postérieures, systématiquement absents chez *A. a. zenodorus*, sont présents chez *klugi*. L'ensemble de ces caractères rapproche donc davantage *klugi* d'*A. a. amydonius* que d'*A. a. zenodorus*. L'hypothèse suppose par ailleurs, du fait de la cohabitation de *klugi* avec *A. a. amydonius* à Sarayacu, de remettre en question la conspécificité d'*A. a. zenodorus* et d'*A. a. amydonius*.

Hypothèse 2 : *klugi* serait un hybride entre *A. a. amydonius* et *A. a. zenodorus*. Dans ce cas on doit constater que dans les zones de contact, la forme parentale *zenodorus* conserverait ses caractères, ce qui reviendrait à considérer *A. a. zenodorus* et *A. a. amydonius* comme des quasispecies, telles que BERNARDI (1980 : 398) en a précisé la définition. Une objection réside cependant dans le fait que *klugi* est signalé de Sarayacu (d'après Lathy) et d'Ahuano (coll. Wechler), à des altitudes de 400 m où *A. a. amydonius* est attesté mais où *A. a. zenodorus* ne semble pas avoir été rencontré jusqu'à présent[4].

Hypothèse 3 : *klugi* serait une forme locale d'*A. a. amydonius*, présente dans les zones où *A. a. amydonius* cohabite avec *A. a. zenodorus* et aux abords des zones de contact entre les deux taxons. Il conviendrait dans ce cas de considérer *A. a. amydonius* et *A. a. zenodorus* comme deux espèces distinctes. Dans la zone de sympatrie, les populations rattachées à *A. a. amydonius* seraient localement caractérisées par la fréquence et la récurrence de la forme *klugi*, que l'on ne retrouve pas dans les autres populations. Cette hypothèse, symétrique de la première, revient à considérer *klugi* comme une sous-espèce d'*Agrias amydonius*. C'est celle que nous retenons ici et qui explique la notation proposée dans cet article, conforme aux préconisations de BERNARDI (1980 : 412-414).

On serait alors en présence d'un phénomène intéressant de convergence entre deux espèces *Agrias amydonius* et *A. zenodorus*, aux limites de l'aire de répartition de la première. Une telle configuration avait déjà été évoquée par REBILLARD (1961 : 158) qui notait qu'aux limites des aires d'extension de certaines populations, "qui souvent se chevauchent, une convergence de formes s'y manifeste qui imprime parfois un même faciès à des phyllums [sic] généalogiques distincts".

On note d'ailleurs que des formes très semblables à *Agrias a. klugi* ont été collectées par le passé au Pérou, dans des secteurs où *A. a. zenodorus* a été également signalé, dans les environs de

---

[4] Les rares attachements d'*Agrias amydon zenodorus* à une localité nommée "Sarayacu" semblent en fait se rapporter à Sarzayacu. *Cf.* note 1.

Balsapuerto et de Yumbatos sur le versant nord de la Cordillera Escalera. Ces formes ont été décrites successivement en tant que formes individuelles sous les noms *Agrias amydon* f. *athenais* Fruhstorfer, 1912, et *Agrias amydon tryphon* ab. *fruhstorferi* Michael, 1927. Très mal connues, ces populations qui n'ont plus été observées semble-t-il depuis l'époque d'O.Michael et de G. Klug et ne sont représentées que par quelques exemplaires dans la collection Fournier du MNHN, tous collectés entre 1905 et 1935. L'étiquette de l'un d'entre eux, provenant de Pumayacu (1933), porte la mention "*A. amydon peruana* ab. *klugii*", écrite probablement de la main même de Michael, mais rayée par la suite en surcharge au crayon[5]. La disjonction de l'aire d'*A. a. klugi* en deux zones séparées par le Marañón, à supposer qu'elle puisse être confirmée par de nouvelles collectes, serait analogue dans ce cas à celle que l'on observe chez *Agrias zenodorus* mais aussi chez *A. beatifica pherenice* Fruhstorfer, 1916, et chez *Morpho theseus juturna* Butler, 1870.

REMERCIEMENTS. – La collecte et la consultation du matériel nécessaire ont bénéficié de la participation de Michael Büche, Didier Carlot, Gilbert Lachaume, Thierry Porion, et de Patrick Weschler. Je tiens par ailleurs à remercier Stéphane Attal pour ses conseils avisés et amicaux. Enfin je tiens à remercier tout particulièrement Jacques Pierre (MNHN) pour l'appui et l'accueil bienveillant dont il m'a gratifié, la bibliothèque de la *Société entomologique de France* pour sa disponibilité, ainsi que Jean-Pierre Joubert pour avoir ouvert très largement sa collection et pour les observations attentives qu'il n'a pas manqué d'apporter à cet article.

AUTEURS CITÉS

AUSTIN G. T., 2009. – *Nymphalidae of Rondônia, Brazil: variation and phenology of* Agrias *(Charaxinae)*. *Tropical Lepidoptera Research,* **19** (1) : 29-34.

BERNARDI G., 1980. – *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal : Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive*. *Mémoires de la Société zoologique de France,* **48** : 373-425.

CHOIMET X., 2004. – Le polymorphisme chromatique chez les Agrias. *Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie (R.A.R.E.),* **12** (*Supplément*) [2003] : 1-40.

DESCIMON H., 1976. – Biogéographie, mimétisme et spéciation dans le genre *Agrias* Doubleday. *In* : Biogéographie et évolution en Amérique tropicale. *Publications du laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure,* **9** : 307-344.

FLOQUET PH., 2009. – *Agrias*. Edition de l'auteur, 98 p.

—— 2010. – *Agrias* volume 2. Edition de l'auteur, 58 p.

FRUHSTORFER H., 1916. – *58e genre, Agrias* (p. 566-577) [1.V.1916]. *In* : Seitz A., *Les Macrolépidoptères du Globe II. Les Macrolépidoptères de la Région Américaine V : Diurnes américains.* Le Moult, Paris, 388 p.

HEWITSON W. C., 1854. – *Illustrations of new species of exotic butterflies, selected chiefly from the collections of W. Wilson Saunders and William C. Hewitson*. London, John Van Voorst.

LATHY P. I., 1921. – *Thèses entomologiques (Lépidoptères) ; notes et remarques sur les Agrias,* **1** : 25 p.

—— 1924. – Notes on the Genus *Agrias* (Lepidoptera). *Annals and Magazine of Natural History,* (9) **14** (79) : 145-156.

MICHAEL O., 1925. – Studien über die Familie der *Agrias*. *Entomologische Zeitschrift*, **39** : 53-55.

—— 1932. – Neue oder wenig bekannte *Agrias*-aberrationen vom Amazonas. *Entomologische Zeitschrift,* **45** : 268-271.

REBILLARD P., 1961. – Révision systématique des Lépidoptères Nymphalides du genre *Agrias. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (N. S.), (A) **22** (2) : 157-253.

SMART P., 1976. – *Encyclopédie des papillons*. Elsevier-Séquoia, Bruxelles, 275 p.

SORIMACHI Y., 1998. – *The primer of* Agrias. Kitamoto, édition de l'auteur, 178 p., 64 pl.

SPÄTH M., 1999. – Pt. 2. *Agrias*. *In* : Bauer E. (éd.), *Butterflies of the World.* (Vol. Nymphalidae I). Keltern, Goecke & Evers : 12 p., 20 pl.

STAUDINGER O., 1888. – *Agrias* (art. 106, p. 162-167, pl. 57). *In* : Staudinger O. & Schatz E., *Exotische Schmetterlinge,* **1**. Löwensohn à Fürth, Bavière.

---

[5] En fait, Otto Michael a donné le nom *klugi* (*in litteris*, parfois écrit *klugii*) à des spécimens péruviens de la forme jaune d'*A. amydon zenodorus*, collectés par Klug aux environs de Balsapuerto et présentant une large tache bleu métallique aux ailes postérieures. Cette forme est donc semblable à la forme typique d'*A. a. zenodorus*.